



Quaternaire

Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire

vol. 21/3 | 2010

Volume 21 Numéro 3

Changements climatiques et variations d'assemblages de thécamoebiens au cours de la transition Tardiglaciaire - Holocène au lac du Lautrey (Jura, France)

Climatic changes during the Lateglacial-Holocene transition as reflected by variations in testate amoeba assemblages at Lake Lautrey (Jura mountains, Eastern France)

Adeline A.J. Wall, Michel Magny, Laurent Millet et Daniel Gilbert



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/5637>

DOI : 10.4000/quaternaire.5637

ISSN : 1965-0795

Éditeur

Association française pour l'étude du quaternaire

Édition imprimée

Date de publication : 1 septembre 2010

Pagination : 295-304

ISSN : 1142-2904

Référence électronique

Adeline A.J. Wall, Michel Magny, Laurent Millet et Daniel Gilbert, « Changements climatiques et variations d'assemblages de thécamoebiens au cours de la transition Tardiglaciaire - Holocène au lac du Lautrey (Jura, France) », *Quaternaire* [En ligne], vol. 21/3 | 2010, mis en ligne le 01 décembre 2010, consulté le 30 avril 2019. URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/5637> ; DOI : 10.4000/quaternaire.5637

CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET VARIATIONS D'ASSEMBLAGES DE THÉCAMOEBIENS AU COURS DE LA TRANSITION TARDIGLACIAIRE-HOLOCÈNE AU LAC DU LAUTREY (JURA, FRANCE)

Adeline A.J. WALL¹, Michel MAGNY¹, Laurent MILLET¹ & Daniel GILBERT¹

RÉSUMÉ

L'analyse des assemblages de thécamoebiens (Protistes, Rhizopodes) au cours de la transition Tardiglaciaire-Holocène au lac du Lautrey (Jura) offre l'opportunité de tester la réponse de ces micro-organismes lacustres aux changements du climat et de l'environnement. Les données obtenues lors d'une précédente étude multi-paramètres à haute résolution sur la même séquence sédimentaire ont servi de base de référence pour les observations. Les premiers résultats montrent que les événements climatiques majeurs successifs qui caractérisent la transition Tardiglaciaire-Holocène (c'est-à-dire le Dryas ancien, l'Interstade Bølling-Allerød, le Dryas récent, le Préboréal) correspondent à des changements dans la composition des assemblages de thécamoebiens (espèces dominantes et structure des assemblages) ainsi que du taux d'accumulation des thèques. Les refroidissements climatiques mineurs comme le Dryas moyen ou l'oscillation de Gerzensee sembleraient être enregistrés également, notamment par des diminutions du taux d'accumulation, excepté pour l'oscillation du Préboréal qui n'a pas été mise en évidence alors qu'elle apparaît bien caractérisée par d'autres indicateurs. Ce travail montre l'intérêt de l'utilisation des thécamoebiens pour les reconstitutions paléoclimatiques. Cependant, une meilleure compréhension des relations entre le climat et la composition des assemblages de thécamoebiens nécessite encore 1) une meilleure résolution sur cette séquence du lac du Lautrey ainsi que la mise en œuvre, sur d'autres sites, d'études similaires à haute résolution basées sur une approche pluridisciplinaire, et 2) la mise en place d'analogues modernes pour mieux cerner la signification paléoclimatique de ces micro-organismes.

Mots-clés : thécamoebiens, amibes à thèque, paléoclimat, Tardiglaciaire, début Holocène, Jura, sédiments lacustres.

ABSTRACT

CLIMATIC CHANGES DURING THE LATEGLACIAL-HOLOCENE TRANSITION AS REFLECTED BY VARIATIONS IN TESTATE AMOEBA ASSEMBLAGES AT LAKE LAUTREY (JURA MOUNTAINS, EASTERN FRANCE)

The establishment of a testate amoeba (Protists, Rhizopoda) record from a Lateglacial-early Holocene sediment sequence at Lake Lautrey (Jura Mountains, eastern France) offers the opportunity to test the response of lacustrine testate amoebae to climate changes using a comparison with data obtained from a previous high-resolution multi-proxy study from the same sediment sequence. The results show that the successive major climate events that characterized the Lateglacial-Holocene transition (i.e. Oldest Dryas, Bølling-Allerød Interstadial, Younger Dryas, Preboreal) are recorded as clear changes in the composition of testate amoeba assemblages (dominant species and assemblages structure), as well as in the accumulation rate of the number of tests. Minor short-lived events, such as Older Dryas or Gerzensee oscillation, seemed to be recorded too by decreases in the accumulation rate, except for the Preboreal oscillation, which cannot be recognized in the testate amoeba records of Lake Lautrey, although it was well registered by other proxies. This work supports the interest of lacustrine testate amoebae for palaeoclimatic reconstructions. However, a better understanding of the relation between climate and lacustrine testate amoebae requires (1) a better resolution at Lake Lautrey and further high-resolution studies based on a multiproxy approach, and (2) the establishment of modern analogues (present-day ecology of species) in order to have a better knowledge of the palaeoclimatic signification of those organisms.

Key-words: testate amoebae, thecamoebians, palaeoclimate, Lateglacial, early Holocene, Jura Mountains, lake sediments.

1 - INTRODUCTION

Les thécamoebiens (Protistes, Rhizopodes) sont des organismes unicellulaires pourvus d'une coquille, appelée thèque, possédant une ouverture unique. Ces micro-organismes sont communément retrouvés dans les différents types de milieux aquatiques d'eau douce (lacs, rivières, étangs) ainsi que dans les sols humides et les tourbières. Actuellement, la communauté scientifique s'intéresse de plus en plus à l'étude des assemblages de

thécamoebiens en vue de reconstruire les environnements quaternaires. En particulier, dans les tourbières, ces organismes sont utilisés pour la reconstitution des variations passées du niveau de la nappe phréatique fournissant ainsi des données paléohydrologiques et paléoclimatiques pertinentes dans ces milieux (Tolonen, 1986; Charman, 2001; Mitchell *et al.*, 2001; Charman *et al.*, 2007).

A la différence des tourbières, dans les sédiments lacustres, l'étude des assemblages de thécamoebiens est

¹Laboratoire Chrono-Environnement, UMR 6249 CNRS/UFC, UFR Sciences et Techniques, 16 route de Gray, 25 030 Besançon Cedex, France. Courriel : adeline.wall@univ-fcomte.fr - adelinewall@yahoo.fr.

moins développée. Des études paléolimnologiques ont montré que les thécamoebiens pouvaient être utilisés comme indicateurs du niveau trophique des lacs (Scott & Medioli, 1983 ; Tolonen, 1986), de la pollution des eaux par des métaux lourds (Asioli *et al.*, 1996 ; Patterson *et al.*, 1996) ou bien encore des modifications du paysage sur le bassin versant (Patterson *et al.*, 2002). Dans les lacs, la réponse des thécamoebiens au climat apparaît être plus variable et reste l'objet de débats (Beyens & Meisterfeld, 2001 ; Charman, 2001). Sur les sites de New Brunswick et de la Nouvelle Ecosse, Patterson *et al.* (1985) ont observé quelques changements dans les assemblages de thécamoebiens associés à des variations climatiques connues. De plus, sur un site à l'est du Canada, une comparaison entre thécamoebiens et données biostratigraphiques basées sur des analyses polliniques, a révélé des changements synchrones, ce qui suggère des réponses communes aux variations climatiques (McCarthy *et al.*, 1995). Tandis que le caractère thermophile de certaines espèces a pu être mis en évidence (Beyens & Meisterfeld, 2001), Ruzicka (1982) montre, dans un lac autrichien, une relation possible entre les fluctuations climatiques mineures comme le Petit Âge Glaciaire et la diminution du nombre de taxons de thécamoebiens observés. Néanmoins, une meilleure connaissance des relations possibles entre le climat et les assemblages de thécamoebiens dans les lacs nécessite une augmentation du nombre d'études multi-paramètres à haute résolution.

Les premiers résultats de l'enregistrement des assemblages de thécamoebiens obtenus au lac du Lautrey (Jura, France) pour la transition Tardiglaciaire-Holocène

contribuent à cette investigation. Une précédente étude multi-paramètres à haute résolution sur la séquence sédimentaire du lac du Lautrey (Magny *et al.*, 2006) permet ainsi de tester la réponse des thécamoebiens aux oscillations majeures du climat ainsi qu'à certains changements climatiques de moindre amplitude, ayant ponctué la transition Tardiglaciaire-Holocène (Lowe, 1994 ; Björck *et al.*, 1998).

Les objectifs de cette étude sont de documenter, à l'aide des assemblages de thécamoebiens, 1) les événements climatiques majeurs caractérisant la dernière déglaciation en région Atlantique Nord, c'est-à-dire un brusque réchauffement au début de l'Interstade Tardiglaciaire (GI-1), suivi par un événement froid, le Dryas récent (GS-1), puis un second réchauffement brusque au début de l'Holocène, ainsi que 2) certaines oscillations climatiques froides plus courtes et de moindre amplitude telles que le Dryas moyen (GI-1d), l'oscillation de Gerzensee (GI-1b) et l'oscillation du Préboréal (PBO).

2 - SITE D'ÉTUDE ET MÉTHODES

Le lac du Lautrey (46° 35' 14" N ; 5° 51' 50" E) est localisé à 788 m d'altitude dans les montagnes du Jura, dans l'est de la France (fig. 1). Il s'agit d'un petit lac résiduel entouré par des tourbières qui ont envahi progressivement l'ancienne cuvette lacustre. Son bassin versant couvre environ 2 km² ; il est caractérisé par des collines culminant à approximativement 830 m d'altitude, recouvertes de forêts dominées par *Abies* et *Fagus*. La température moyenne est de -1 °C durant le mois le

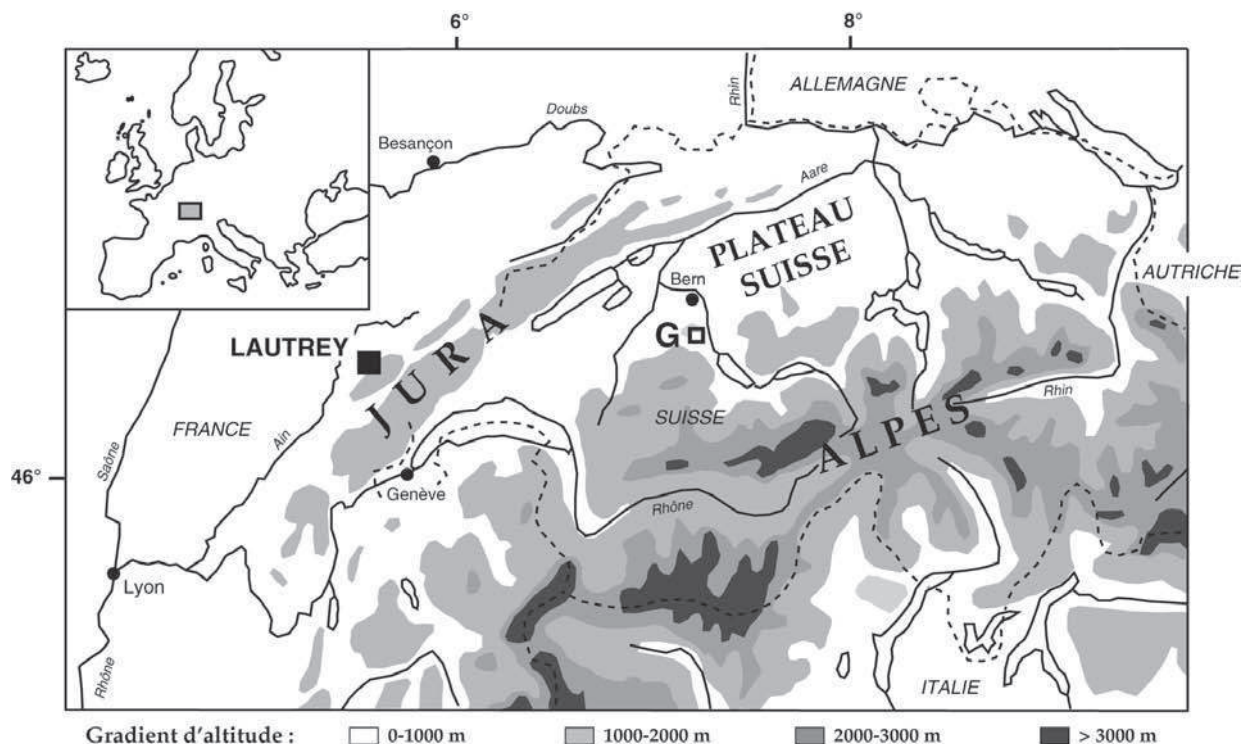


Fig. 1 : Localisation du lac du Lautrey, en Europe centrale de l'Ouest.

G : Gerzensee (d'après Magny *et al.*, 2006).

Fig. 1: Location of Lake Lautrey in west central Europe. G: Gerzensee (from Magny *et al.*, 2006).

plus froid et de 16 °C durant le mois le plus chaud. Les précipitations annuelles atteignent 1 500 mm environ.

Une séquence sédimentaire issue des travaux de Magny *et al.* (2006 ; sondage n° 6) a été choisie pour des analyses multi-paramètres à haute résolution afin de documenter avec précision la transition Tardiglaciaire-Holocène. La chronologie est basée sur un modèle âge-profondeur établi à partir d'un niveau de tephra, le Laacher See Tephra (LST) et de 12 dates radiocarbone AMS réalisées sur des macrofossiles de plantes terrestres. Par le biais d'une approche intégrée basée sur un ensemble d'indicateurs biotiques et abiotiques (grains de pollen, chironomes, matière organique, isotopes de l'oxygène, minéralogie, susceptibilité magnétique, fluctuations du niveau du lac), un enregistrement des changements environnementaux et climatiques a été établi du Dryas ancien (GS-2a) au Préboréal. Les résultats obtenus à partir des études précédentes ont fait l'objet de publications détaillées (Vannière *et al.*, 2004 ; Millet *et al.*, 2003 ; Heiri & Millet, 2005 ; Peyron *et al.*, 2005 ; Magny *et al.*, 2006) apportant une bonne connaissance de la succession des climats lors de la transition Tardiglaciaire - début Holocène. Une synthèse de ces différents résultats est présentée dans la figure 2.

Une série de 22 échantillons de cette même séquence sédimentaire du sondage 6 a été analysée du point de vue de sa composition en thécamoebiens. Ces échantillons présentant une épaisseur de 0,5 ou 1 cm et un volume de 0,3 cm³, ont été tamisés sans traitement préalable sur des filtres de 25 et 250 µm. La fraction intermédiaire (entre 25 et 250 µm), contenant l'ensemble des thèques, a ensuite été stockée dans de l'eau distillée, puis examinée dans une chambre à plancton en microscopie optique inversée (Olympus IX71). En l'absence de méthode standardisée, cette méthode diffère quelque peu de celles utilisées dans d'autres articles (Ruzicka, 1982 ; Patterson *et al.*, 1985, 1995 ; Medioli & Scott, 1988 ; McCarthy *et al.*, 1995 ; Asioli *et al.*, 1996 ; Charman *et al.*, 2000). L'identification à l'espèce, suivant l'état de conservation des thèques, se réfère aux travaux de Cash et Hopkinson (1905, 1909), Cash *et al.* (1915, 1919), Chardez (1967), Ogden et Hedley (1980) et Ogden (1983) en utilisant la nomenclature la plus récente (Meisterfeld 2002a, 2002b). La préservation des thèques dans les sédiments du lac du Lautrey était bonne et un minimum de 200 thèques a été compté par échantillon, excepté pour les échantillons n° 1 et 17 pour lesquels la totalité des individus de l'échantillon ne représentait respectivement que 89 et 191 thèques.

Les pourcentages d'abondance des thèques pour chaque échantillon sont basés sur le nombre total d'individus comptés par échantillon. Les limites des zones stratigraphiques dans l'enregistrement des thécamoebiens, définies à partir de changements majeurs de composition des assemblages, ont été déterminées à l'aide du logiciel d'analyse stratigraphiquement contrainte de *clusters* : CONISS (Grimm, 1991). Les variations du taux d'accumulation des thécamoebiens (thèques/cm²/an) ont été restituées en se rapportant aux taux de sédimentation établis lors de l'étude précédente (Magny *et al.*, 2006).

3 - RÉSULTATS

La figure 3 présente l'enregistrement des thécamoebiens établi pour le sondage n° 6 du lac du Lautrey au cours de la transition Tardiglaciaire-Holocène. Les tendances majeures définies par l'analyse CONISS dans ce diagramme apparaissent globalement en accord avec les zones polliniques de Firbas et les événements climatiques majeurs. Les variations majeures du climat sont associées à des changements de composition des assemblages de thécamoebiens. Les espèces qui dominent lors des phases froides diffèrent de celles dominant au cours des phases plus chaudes.

Les phases froides montrent des assemblages distincts. En effet, le Dryas ancien est caractérisé par de très faibles valeurs du taux d'accumulation des thécamoebiens fossiles avec deux assemblages successifs : la partie la plus ancienne (niveau 464 cm) est dominée par *Arcella discoides*, *A. vulgaris*, *Centropyxis discoides* et *Diffugia globularis* var. *microstoma*, et la partie la plus récente par *Centropyxis ecornis*, *C. constricta*, *Diffugia globulosus* et *Diploclamys timida*.

Le Dryas récent coïncide avec des valeurs de taux d'accumulation très faibles (entre 29 et 62 thèques/cm²/an) et un déclin global de l'espèce *Paraquadrula irregularis*. Dans la première moitié de cette phase froide, des pics de pourcentage de *Pseudodiffugia gracilis* puis *Phryganella acropodia* et *Diffugia globularis* var. *microstoma* sont observés ; dans la deuxième moitié, les proportions de *Phryganella acropodia*, *Centropyxis constricta*, et *Diffugia* sp2 se renforcent. Au milieu du Dryas récent, le niveau 312 cm correspond à un léger développement de *Centropyxis ecornis*, *Cyclopyxis kahli*, *Centropyxis discoides* et *C. aculeata* (fig. 3 et 4).

Les périodes plus chaudes, telles que GI-1 et le début de l'Holocène, affichent quant à elles une image plus homogène au niveau des assemblages de thécamoebiens marqués notamment par une large domination de *Paraquadrula irregularis* suivie par quelques espèces en proportions plus faibles suivant les échantillons, pour les principales : *Centropyxis aculeata*, *C. constricta*, *Diffugia* type *olliformis* ou *Phryganella acropodia* (fig. 3 et 4). Durant l'Interstade Tardiglaciaire (GI-1), le taux d'accumulation des thécamoebiens augmente jusqu'au milieu de l'interstade avec des valeurs maximales supérieures à 1000 thèques/cm²/an autour de 13 350 ans cal. BP, suivis par une tendance globale à la diminution avec des valeurs faibles atteintes vers la fin de la zone pollinique de l'Allerød. Par ailleurs, un assemblage supplémentaire tempéré mais de courte durée est caractérisé par la domination de *Centropyxis discoides* (accompagnée par *C. aculeata* et *C. ecornis*) juste au début de la zone pollinique du Bølling (GI-1e), tandis que la fin du Bølling et la période de l'Allerød (zones polliniques) affichent une large domination de *Paraquadrula irregularis*. Les niveaux 417, 394 et 361 cm sont marqués par une diminution du taux d'accumulation et du pourcentage de *Paraquadrula irregularis* (fig. 3). Durant le Préboréal, le taux d'accumulation croît rapidement jusqu'à culminer à

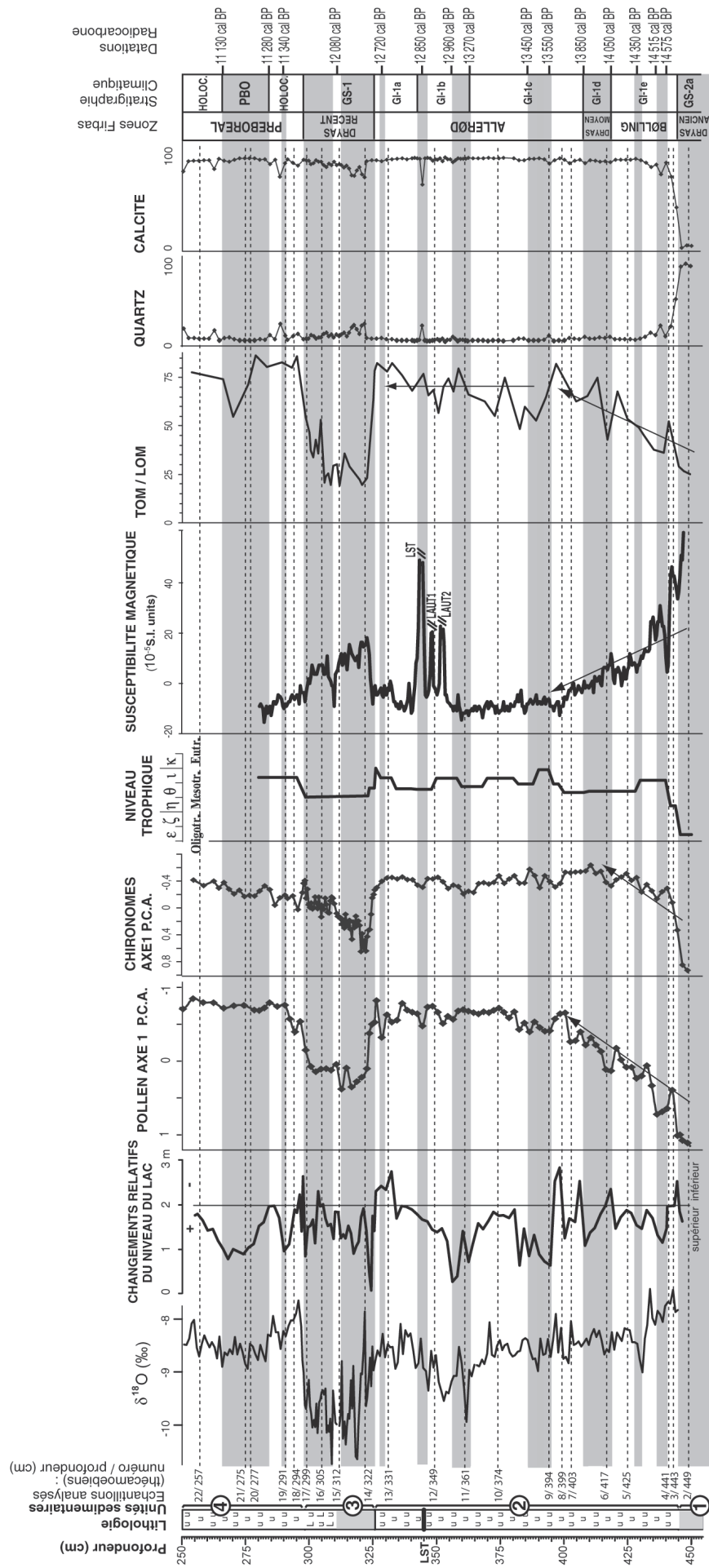


Fig. 2 : Synthèse environnementale et climatique de la séquence tardiglaciaire du lac du Lautrey (sondage n° 6, d'après Millet *et al.*, 2003 et Magny *et al.*, 2006).
Lithologie : en gris : silt argileux ; U : craies lacustres. LST : Laacher See Tephra. Pollens et chironomes sont présentés en utilisant les courbes des scores suivant l'axe 1 de la P.C.A. Les bandes grises correspondent aux événements froids documentés par plusieurs indicateurs biotiques et/ou abiotiques. La colonne de droite présente la stratigraphie climatique établie à partir du sondage n° 6 du Lautrey pour GI-1, GS-1, et le début de l'Holocène. Les lignes en pointillés indiquent les niveaux où les échantillons ont été prélevés pour les analyses de thécamoebiens ; un échantillon supplémentaire (n° 1) a été prélevé au niveau 464 cm.
Fig. 2: Environmental synthesis for Greenland Interstadial 1, Greenland Stadial 1 and early Holocene as documented by Lautrey core 6 (from Magny *et al.*, 2006 and Miller *et al.*, 2003). Lithology: grey, clayey silts; U: carbonate lake-marl. LST: Laacher See Tephra. The pollen and chironomid data are presented using curves of scores of P.C.A. axis 1. Grey bands correspond to cooling events documented by several biotic and/or non-biotic indicators. The right-hand column presents the climate stratigraphy established from Lautrey core 6 for GI-1, GS-1 and early Holocene periods. Dashed lines indicate the levels where samples have been taken for testate amoeba analysis; an additional sample (n° 1) has been taken at level 464 cm.

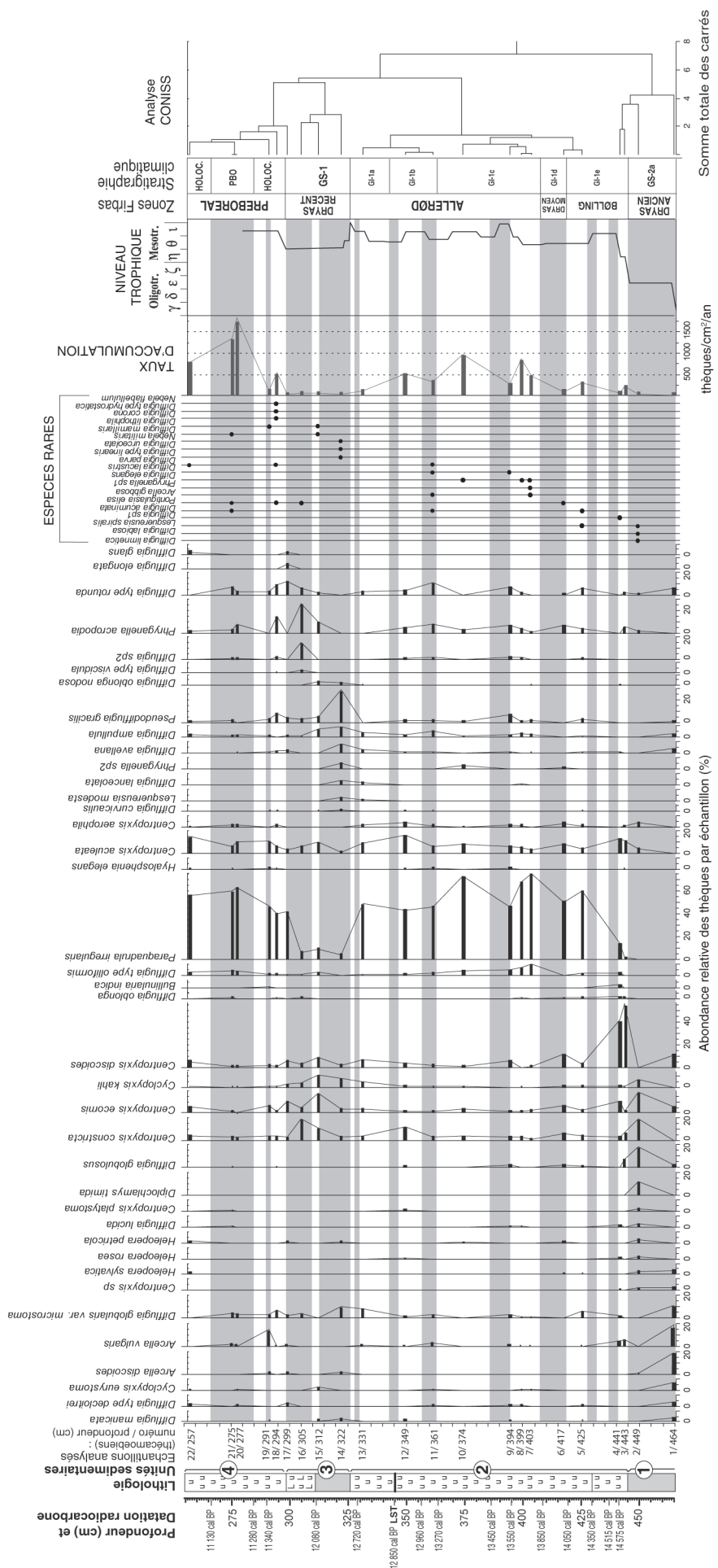


Fig. 3 : Proportion des thécamoebiens dans chacun des échantillons du sondage n° 6. Les bandes grisées correspondent aux événements froids documentés par plusieurs indicateurs biotiques et/ou abiotiques comme illustré en fig. 2. Fig. 3: Proportion of testate amoeba in each sample from core 6. Grey bands correspond to cooling events documented by several biotic and/or non-biotic indicators as illustrated in fig. 2.

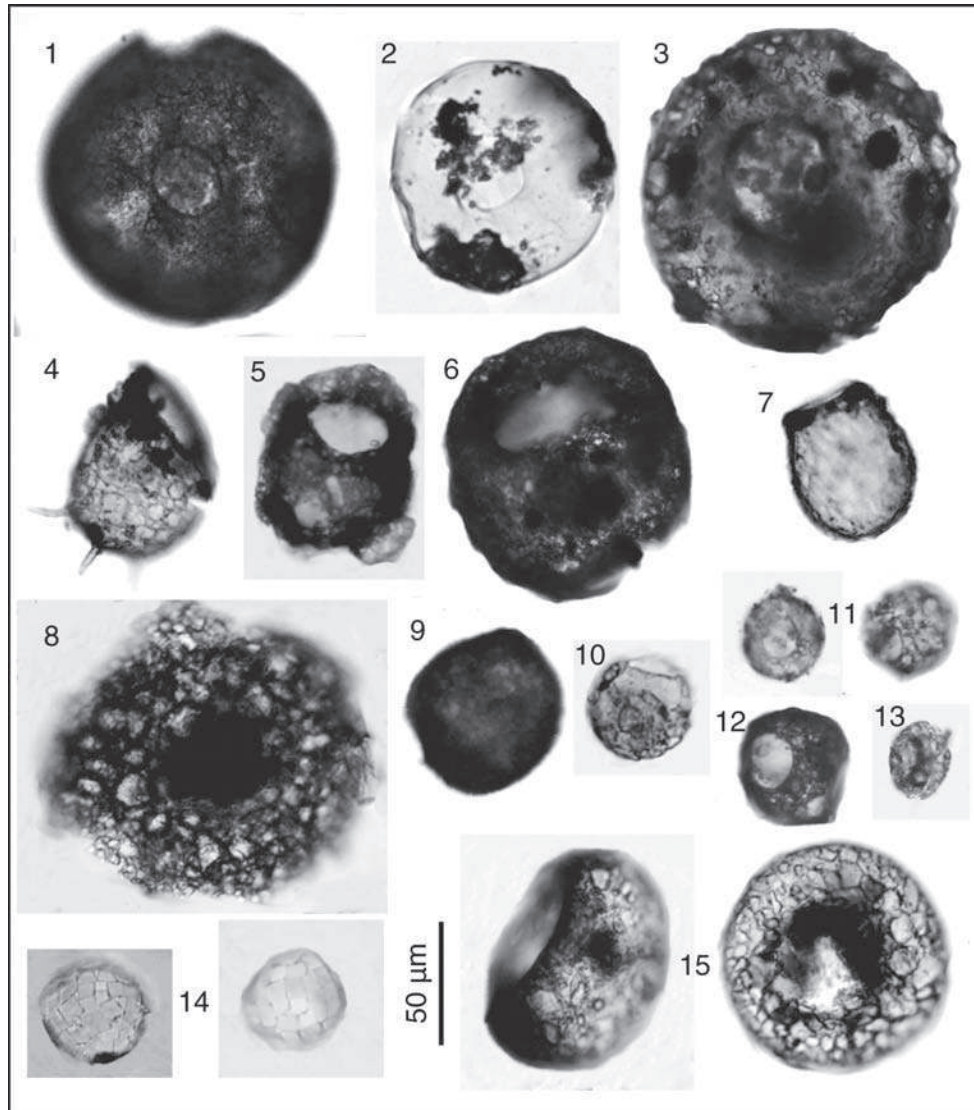


Fig. 4: Espèces de thécamoebiens les plus abondantes.

1. *Arcella discoides*, 2. *A. vulgaris*, 3. *Centropyxis discoides*, 4. *C. aculeata*, 5. *C. constricta*, 6. *C. ecornis*, 7. *Diffflugia* type *olliformis*, 8. *D. rotunda*, 9. *D. globularis* v. *microstoma*, 10. *D. globulosus*, 11. Vues ventrale et latérale de *Phryganella acropodia*, 12. *Pseudodiffflugia gracilis*, 13. *Diplocllamys timida*, 14. *Paraquadrula irregularis*, 15. Vues ventrale et latérale de *Cyclopyxis kahli*. Le Dryas ancien est représenté par 2 assemblages, le premier composé par les espèces 1, 2, 3 et 9; et le deuxième par les espèces 5, 6, 10 et 13. Les phases tempérées, i.e. l'Interstade Bølling-Allerød et le début du Préboréal, sont dominées par *P. irregularis* (14) accompagnée par les espèces 4, 5, 7 et 11 en proportions plus faibles, et le début du Bølling est marqué par la prédominance de *C. discoides* (3) et *C. aculeata* (4). Le Dryas récent est composé par les espèces 4, 5, 6, 8, 9, 11, 12 et 15 en proportions variables. Fig. 4: Most abundant testate amoeba species: 1. *Arcella discoides*, 2. *A. vulgaris*, 3. *Centropyxis discoides*, 4. *C. aculeata*, 5. *C. constricta*, 6. *C. ecornis*, 7. *Diffflugia* type *olliformis*, 8. *D. rotunda*, 9. *D. globularis* v. *microstoma*, 10. *D. globulosus*, 11. Ventral and lateral views of *Phryganella acropodia*, 12. *Pseudodiffflugia gracilis*, 13. *Diplocllamys timida*, 14. *Paraquadrula irregularis*, 15. Ventral and lateral views of *Cyclopyxis kahli*. The Oldest Dryas is characterized by 2 assemblages; the first one is composed of species 1, 2, 3 and 9, and the second of species 5, 6, 10 and 13. Major warm phases, i.e. Bølling-Allerød Interstadial and early Preboreal, are dominated by *P. irregularis* (14) together with species 4, 5, 7 and 11 in lower percentages, with the beginning of Bølling period marked by the predominance of *C. discoides* (3) and *C. aculeata* (4). The Younger Dryas consists of species 4, 5, 6, 8, 11, 12 and 15 in various proportions.

1 826 thèques/cm²/an au niveau 277 cm, soit seulement 300 ans environ après la fin du Dryas récent. Les assemblages de thécamoebiens durant cette phase, sont à nouveau dominés par *Paraquadrula irregularis*, dont l'expansion semble avoir commencé au début du Dryas récent. Le niveau 291 cm correspond à une diminution marquée du taux d'accumulation associée à un pic de la proportion d'*Arcella vulgaris* (fig. 3).

La richesse spécifique en thécamoebiens n'apparaît pas significativement différente entre les phases tempérées et les phases froides (fig. 5, partie supérieure). Cependant, des différences en termes de structure des assemblages sont perçues entre les périodes de climat

froid et celles de climat plus chaud comme l'illustrent les diagrammes rang-fréquence (fig. 5, partie inférieure). En effet, globalement, au cours des phases tempérées les assemblages de thécamoebiens montrent un déséquilibre au niveau de leur structure en raison de la nette domination d'un seul taxon, i.e. *Paraquadrula irregularis*. Au contraire, les assemblages caractéristiques des phases majeures de refroidissement affichent une structure plus équilibrée avec plusieurs espèces bien représentées dans l'assemblage. De plus, lors des refroidissements secondaires du climat (GI-1d, GI-1b), la structure des assemblages se révèle intermédiaire aux deux précédentes.

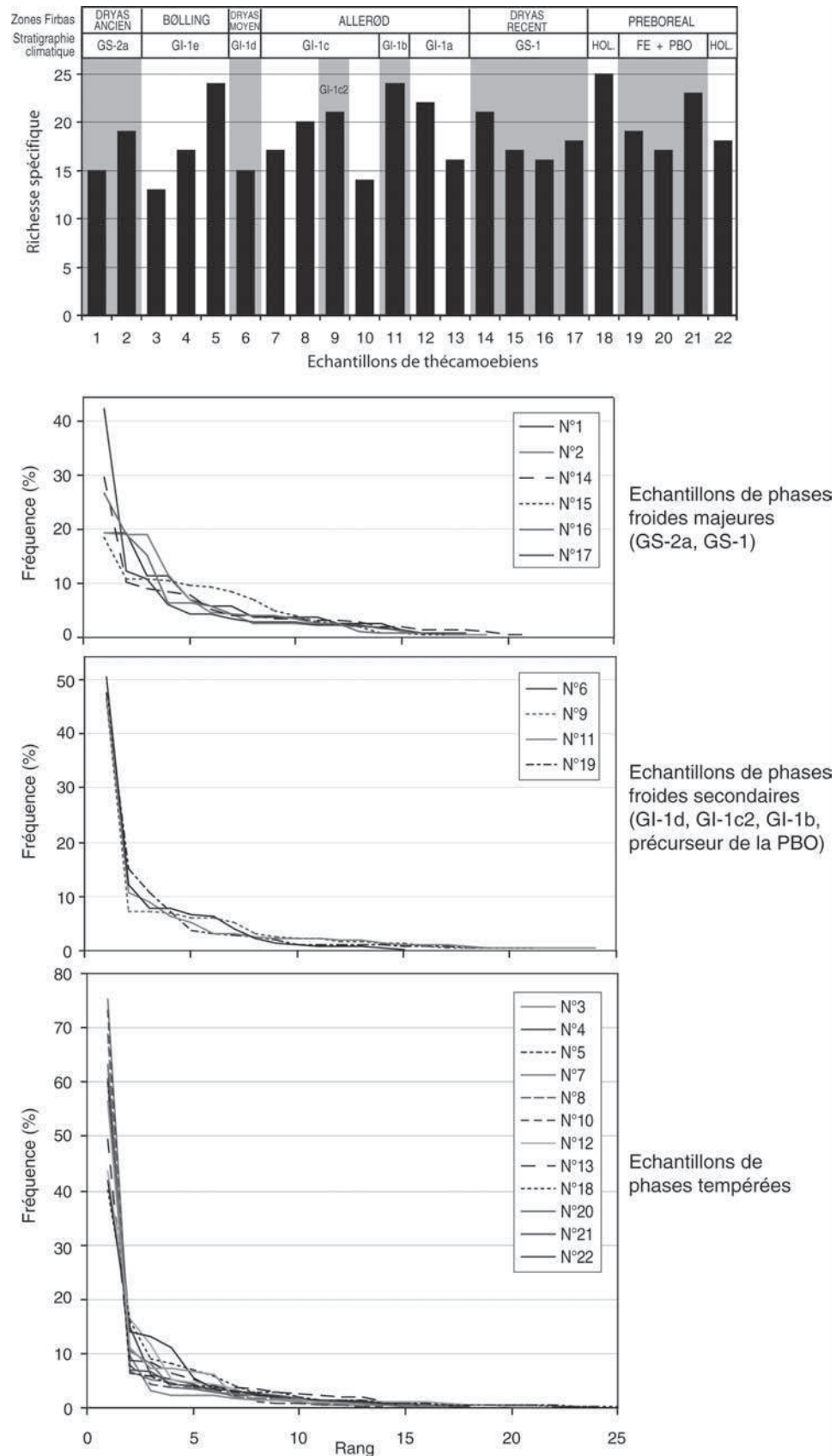


Fig. 5: Partie supérieure: Richesse spécifique en thécamoebiens des échantillons analysés. Partie inférieure: Diagrammes rang/fréquence établis pour les échantillons documentant les événements froids majeurs (GS-2a et GS-1, en haut), les refroidissements secondaires (GI-1d, GI-1c2, GI-1b, et l'événement précurseur de la PBO, au centre), et les phases plus chaudes (GI-1 et le début de l'Holocène, en bas).

Les courbes représentent pour chaque échantillon (1) le nombre de taxons reconnus (voir l'axe des Rangs), et (2) la représentation en pourcentage (voir l'axe des Fréquences) de chaque taxon par ordre décroissant d'abondance.

Fig. 5: Upper panel: Species richness of samples for testate amoeba analysis. Lower panel: Rank/Frequency diagrams established for samples documenting major cold events, i.e. GS-2a and GS-1 (upper panel), sub-millennial scale cooling events, i.e. GI-1d, GI-1c2, GI-1b, and forerunner event of PBO (middle panel), and warm phases, i.e. GI and early Holocene (lower panel). The curves represent for every sample (1) the number of taxa recognized (see Rank axis), and (2) the representation (in percentages, see Frequency axis) of every taxa following a descending order of abundance.

4 - DISCUSSION

La comparaison entre les enregistrements paléoclimatiques et les assemblages de thécamoebiens à partir de cette première étude du sondage n° 6 du lac du Lautrey (fig. 3) suggère une forte relation entre les variations d'assemblages d'espèces de thécamoebiens et les oscillations climatiques durant la transition Tardiglaciaire-Holocène. Ces observations faites au lac du Lautrey appuient et complètent celles de Ruzicka (1982) au Krotensee en Autriche. Malheureusement, une interprétation plus approfondie de tels changements dans la composition et la structure des assemblages de thécamoebiens est encore limitée par la faiblesse actuelle de nos connaissances sur l'écologie des espèces de thécamoebiens lacustres.

Cependant, la réponse des thécamoebiens aux changements du climat semble être plus rapide dans la composition des assemblages (espèces dominantes) que dans les variations du taux d'accumulation. Clairement, les périodes froides majeures (GS-2a et GS-1) correspondent à des valeurs basses du taux d'accumulation en comparaison de celles observées durant le GI-1 et le Préboréal, mais l'augmentation du taux d'accumulation au début de GI-1 et du Préboréal reste limitée. Au début de l'Holocène, l'expansion des assemblages de thécamoebiens semble avoir été plus rapide que lors de la phase GI-1. Une tendance équivalente est observée au lac du Lautrey au début de GI-1 et de l'Holocène à partir d'autres indicateurs, comme par exemple le pollen, la susceptibilité magnétique ou le rapport TOM/LOM (fig. 2). De plus, alors que les oscillations majeures du climat sont bien enregistrées par des changements dans la composition des assemblages, les variations climatiques secondaires telles que le Dryas moyen (GI-1d) et l'oscillation de Gerzensee (GI-1b) semblent être mieux enregistrées par des modifications du taux d'accumulation, excepté pour l'oscillation du Préboréal (PBO) qui curieusement coïncide avec la valeur maximale du taux d'accumulation en thécamoebiens. Cette anomalie qui caractérise la PBO est d'autant plus surprenante que le petit refroidissement enregistré par les autres indicateurs au niveau 291 cm (Magny *et al.*, 2006, 2007) apparaît bien marqué par un pic d'*Arcella vulgaris* et une diminution du taux d'accumulation des assemblages de thécamoebiens, laissant penser que les assemblages de thécamoebiens répondent ici à ce refroidissement.

Une comparaison avec les autres marqueurs paléoenvironnementaux analysés au lac du Lautrey (fig. 2 et 3), à savoir les grains de pollen, les concrétions carbonatées, les chironomes, la susceptibilité magnétique, la composition de la matière organique, la minéralogie et l'isotope de l'oxygène, suggère également d'autres observations. Le niveau trophique est supposé être un facteur dominant pour le contrôle de la distribution des espèces dans les lacs (Tolonen, 1986). La courbe des variations du niveau trophique restituée à partir des chironomes (Millet *et al.*, 2003) révèle effectivement que les modifications des assemblages de thécamoe-

biens observées durant le GS-2a et la transition GS-2a/GI-1 peuvent refléter les variations de niveau trophique. Cependant, elles sont aussi nettement synchrones avec les oscillations du climat. Les conditions qui prédominent durant le GS-2a correspondent à une oligotrophie alors que le début du GI-1 coïncide avec une augmentation brusque du niveau trophique (fig. 2). Les conditions mésotrophiques qui suivent montrent seulement des variations mineures tout au long du GI-1, du GS-1, et du début de l'Holocène. Ainsi, *Centropyxis discoides*, qui domine fortement l'assemblage de thécamoebiens pour un court laps de temps au début de la zone du Bølling, pourrait se révéler être une espèce pionnière. Un parallèle à cette évolution peut être retrouvé dans la représentation de *Chironomus* (Chironomidae) pour le domaine aquatique ou encore de *Juniperus* et *Betula* pour le domaine terrestre (Magny *et al.*, 2006). À partir de GI-1, les variations de niveau trophique restent limitées (fig. 2) et semblent n'avoir joué qu'un rôle secondaire, par rapport à l'influence du climat et des autres conditions environnementales, dans la composition des assemblages de thécamoebiens.

Les enregistrements de thécamoebiens établis dans cette étude confortent également les conclusions apportées par les autres indicateurs collectés au lac du Lautrey, notamment (1) l'identification d'un épisode de refroidissement entre GI-1d et GI-1b autour de 13 550-13 450 ans cal. BP (GI-1c2, tel qu'il a été défini par Brauer *et al.* en 2000 à partir d'une séquence sédimentaire de Meerfelder Maar en Allemagne), et (2) une certaine complexité du Dryas récent (GS-1) avec deux phases froides distinctes séparées par un bref événement plus chaud (Vannière *et al.*, 2004; Magny *et al.*, 2006). Enfin, l'expansion précoce de *Paraquadrula irregularis* dès la fin de GS-1 (fig. 3) semble apporter une indication supplémentaire quant à la précocité de la réponse des organismes aquatiques aux changements du climat, comme cela a déjà pu être observé à partir des chironomes au lac du Lautrey (Magny *et al.*, 2006), ou ailleurs à partir d'autres enregistrements multi-paramètres (Ammann *et al.*, 2000; Birks *et al.*, 2000; Yu, 2000).

5 - CONCLUSION

Sur la base d'une comparaison avec des données à haute résolution obtenues récemment au lac du Lautrey par l'étude multi-paramètres d'une séquence sédimentaire allant du Tardiglaciaire au début de l'Holocène, l'analyse des assemblages de thécamoebiens sur la même séquence a permis de tester la réponse de ces micro-organismes aux oscillations du climat à différentes échelles de temps. Même si la résolution temporelle des enregistrements de thécamoebiens reste à améliorer, les premiers résultats présentés ici suggèrent une forte relation entre les assemblages de thécamoebiens et les changements climatiques.

– Les oscillations climatiques majeures caractérisant la transition Tardiglaciaire-Holocène (i.e. GS-2a, GI-1,

GS-1, Préboréal) se révèlent être bien enregistrées d'une part par des changements de composition des assemblages de thécamoebiens (espèces dominantes, structure des assemblages). En effet, lors des phases tempérées, des assemblages similaires s'observent pendant l'Interstade Bølling-Allerød et le début du Préboréal, caractérisés par une nette domination de *Paraquadrula irregularis* accompagnée en proportions plus faibles par *Centropyxis aculeata*, *C. constricta*, *Diffflugia* type *oliformis* ou *Phryganella acropodia*. De plus, le début du Bølling est marqué par un assemblage différent caractérisé par la dominance de *Centropyxis discoides* accompagnée par *C. aculeata* et *C. ecornis*. Au contraire, les phases froides montrent des assemblages plus diversifiés composés d'espèces plus grosses. Le Dryas ancien se compose d'un premier assemblage dominé par *Arcella discoides* et *A. vulgaris* suivies par *C. discoides* et *D. globularis* var. *microstoma*, et d'un deuxième dominé par *C. constricta*, *C. ecornis* puis *D. globulosus* et *Diplochlamys timida*. Le Dryas récent se distingue par un assemblage marqué par des propositions variables de *Centropyxis aculeata*, *C. constricta*, *C. ecornis*, *D. rotunda*, *D. globularis* var. *microstoma*, *Phryganella acropodia*, *Pseudodiffflugia gracilis* et *Cyclopyxis kahli*. D'autre part, ces oscillations climatiques majeures s'observent à travers des variations du taux d'accumulation des thécamoebiens, significativement plus faible lors des phases froides avec une structure des assemblages plus équilibrée.

– Les variations climatiques secondaires telles que GI-1d ou GI-1b sont marquées par une diminution du taux d'accumulation, sauf pour la PBO qui n'a pas pu être mise en évidence dans les deux échantillons analysés alors que ce refroidissement a été bien enregistré par d'autres indicateurs.

– La comparaison entre la végétation terrestre, les assemblages de chironomes et de thécamoebiens au lac du Lautrey met en évidence le caractère précoce de la réponse des organismes aquatiques aux changements du climat.

– Cette étude semble confirmer également l'identification d'un épisode de refroidissement (GI-1c2) entre les oscillations froides GI-1d et GI-1b, ainsi qu'une certaine complexité du Dryas récent (GS-1).

Pour conclure, tandis que ces premiers résultats soulignent l'intérêt des thécamoebiens lacustres pour les reconstitutions des paléoclimats, leur utilisation comme indicateurs paléoclimatiques exige encore une meilleure compréhension de la réponse de ces micro-organismes aux variations du climat et de l'environnement. Cela suppose (1) la réalisation, sur d'autres sites, d'études à haute résolution basées sur une approche multi-paramètre, et (2) la recherche d'analogues modernes par des études d'écologie des espèces lacustres actuelles. Enfin, pour confirmer les observations suggérées par ces premiers résultats obtenus au lac du Lautrey, et en particulier pour mieux cerner les phénomènes caractérisant les oscillations climatiques secondaires (GI-1d, GI-1b, PBO), il importera de renforcer la résolution temporelle pour l'étude des thécamoebiens dans le sondage 6 du Lautrey.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par le CNRS (Programme ECLIPSE). Les auteurs remercient les relecteurs pour leurs commentaires constructifs qui ont conduits à l'amélioration de cet article.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMMANN B., BIRKS H.J.B., BROOKS S.J., EICHER U., VON GRAFENSTEIN U., HOFMAN, W., LEMDAHL G., SCHWANDER J., TOBOLSKI K., & WICK L., 2000 - Quantification of biotic responses to rapid climatic changes around the Younger Dryas 6 a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoecology, Palaeoclimatology*, **159**, 313-349.
- ASIOLI A., MEDIOLI F.S., & PATTERSON R.T., 1996 - Thecamoebians as a tool for reconstruction of paleoenvironments in some Italian lakes in the foothills of the southern Alps (Orta, Varese, and Candia). *Journal of Foraminiferal Research*, **26**, 248-263.
- BEYENS L., & MEISTERFELD R., 2001 - Protozoa: testate amoebae. In J.P. Smol, H.J.B. Birks & W.M. Last (eds.), *Tracking environmental change using lake sediments*, Vol. 3, *Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 121-153.
- BIRKS H.H., BATTARBEE R.W., & BIRKS H.J.B., 2000 - The development of the aquatic ecosystem at Krakenes Lake, western Norway, during the late-glacial and early-Holocene - a synthesis. *Journal of Paleolimnology*, **23**, 91-114.
- BJÖRCK S., WALKER M.J.C., Cwynar L.C., JOHNSEN S., KNUDSEN K-L., LOWE J.L., WOHLFARTH B., & INTIMATE MEMBERS, 1998 - An event stratigraphy for the last termination in the North Atlantic region based on the Greenland ice-core record: a proposal by the INTIMATE group. *Journal of Quaternary Science*, **13**, 283-292.
- BRAUERA, GÜNTHER C., JOHNSEN S.J., & NEGENDANK J.F.W., 2000 - Land-ice teleconnections of cold climatic periods during the last Glacial/Interglacial transition. *Climate Dynamics*, **16**, 229-239.
- CASH J., & HOPKINSON J., 1905 - *The British Freshwater Rhizopoda and Heliozoa. Volume I, Rhizopoda, Part I*. London, printed for the Ray Society, 148 p.
- CASH J., & HOPKINSON J., 1909 - *The British Freshwater Rhizopoda and Heliozoa. Volume II, Rhizopoda, Part II*. London, printed for the Ray Society, 166 p.
- CASH J., WAILES G.H., & HOPKINSON J., 1915 - *The British Freshwater Rhizopoda and Heliozoa. Volume III, Rhizopoda, Part III*. London, printed for the Ray Society, 156 p.
- CASH J., WAILES G.H., & HOPKINSON J., 1919 - *The British Freshwater Rhizopoda and Heliozoa. Volume IV, Rhizopoda, Part IV*. London, printed for the Ray Society, 130 p.
- CHARDEZ D., 1967 - *Histoire naturelle des Protozoaires Thécamoebiens*. Bruxelles, Les Naturalistes Belges, 100 p.
- CHARMAN D.J., GEHRELS W.D., & ROE H.M., 2000 - The use of <63 µm fractions in the separation and identification of testate amoebae in the inter-tidal zone. In M.B. Hart, M.A. Kaminski & C. Smart (eds.), *Proceedings of the 5th International Workshop on Agglutinated Foraminifera*. Grzybowski Foundation Special Publication, **7**, 89-99.
- CHARMAN D.J., 2001 - Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae. *Quaternary Science Reviews*, **20**, 1753-1764.
- CHARMAN D.J., BLUNDELL A., & ACCROTELM MEMBERS, 2007 - A new European amoebae transfer function for palaeohydrological reconstruction on ombrotrophic peatlands. *Journal of Quaternary Sciences Reviews*, **22**, 209-221.
- GRIMM E.C., 1991 - *TILIA and TILIAGRAPH Software*. Illinois State Museum.
- HEIRI O., & MILLET L., 2005 - Reconstruction of Late Glacial summer temperatures from chironomid assemblages in Lake Lautrey (Jura, France). *Journal of Quaternary Science*, **20**, 1-12.
- LOWE J. (ed.), 1994 - Climate changes in areas adjacent to the North Atlantic during the last Glacial-Interglacial transition. *Journal of Quaternary Science*, **9**, 93-198.
- MAGNY M., AALBERSBERG G., BÉGEOT C., BENOIT-RUFFALDI P., BOSSUET G., DISNAR J.R., HEIRI O., LAGGOUN-DEFARGE F., MAZIER F., MILLET L., PEYRON O., VANNIÈRE B., & WALTER-SIMONNET A.V., 2006 - Environmental and climatic changes in the Jura mountains (eastern

- France) during the Lateglacial-Holocene transition: a multi-proxy record from Lake Lautrey. *Quaternary Science Reviews*, **25**, 414-445.
- MAGNY M., VANNIÈRE B., DE BEAULIEU J.L., BÉGEOT C., HEIRI O., MILLET L., PEYRON O., & WALTER-SIMONNET A.V., 2007** - Early-Holocene climatic oscillations recorded by lake-level fluctuations in west-central Europe and in central Italy. *Quaternary Science Reviews*, **26**, 1951-1964.
- MCCARTHY F.M.G., COLLINS E.S., MCANDREWS J.H., KERR H.A., SCOTT D.B., & MEDIOLI F.S., 1995** - A comparison of postglacial Arcellacean (Thecamoebian) and pollen succession in Atlantic Canada, illustrating the potential of Arcellaceans for palaeoclimatic reconstruction. *Journal of Paleontology*, **69**, 980-993.
- MEDIOLI F.S., & SCOTT D.B., 1988** - Lacustrine thecamoebians (mainly Arcellaceans) as potential tools for palaeolimnological interpretations. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, **62**, 361-386.
- MEISTERFELD R., 2002a** - Order Arcellinida. In J.J. Lee, G.F. Leedale & P.C. Bradbury (eds.), *The Illustrated Guide to the Protozoa*. Second Edition. Society of Protozoologists, Lawrence, Kansas, 1400 p.
- MEISTERFELD R., 2002b** - Testate amoebae with filopodia. In J.J. Lee, G.F. Leedale & P.C. Bradbury (eds.), *The Illustrated Guide to the Protozoa*. Second Edition. Society of Protozoologists, Lawrence, Kansas, 1400 p.
- MILLET L., VERNEAUX V., & MAGNY M., 2003** - Lateglacial paleoenvironmental reconstruction using subfossil chironomid assemblages from Lake Lautrey (Jura, France). *Archiv für Hydrobiologie*, **156**, 405-429.
- MITCHELL E.A.D., VAN DER KNAAP W.O., VAN LEUWEN J.F.N., BUTTLER A., WARNER B.G., & GOBAT J.M., 2001** - The palaeoecological history of the Praz-Rodet bog (Swiss Jura) based on pollen, plant macro-fossils and testate amoebae (Protozoa). *The Holocene*, **11**, 65-80.
- OGDEN C.G., & HEDLEY R.H., 1980** - *An Atlas of Freshwater Testate Amoebae*. British Museum (Natural History), Oxford University press, 222 p.
- OGDEN C.G., 1983** - Observations on the systematics of the genus *Diffugia* in Britain (Rhizopoda, Protozoa). *Bulletin of British Museum (Natural History)*, Zoology series, **44** (1), 1-73.
- PATTERSON R.T., MCKINNON K.D., SCOTT D.B., & MEDIOLI F.S., 1985** - Arcellaceans (Thecamoebians) in small lakes of New Brunswick and Nova Scotia: modern distribution and Holocene stratigraphic changes. *Journal of Foraminiferal Research*, **15**, 114-137.
- PATTERSON R.T., BARKER T., & BURBIDGE S.M., 1996** - Arcellaceans (Thecamoebians) as proxies of arsenic and mercury contamination in northeastern Ontario Lakes. *Journal of Foraminiferal Research*, **26**, 172-183.
- PATTERSON R.T., DALBY A., KUMAR A., HENDERSON L.A., & BOUDREAU R.E.A., 2002** - Arcellaceans (thecamoebians) as indicators of land-use change: settlement history of the Swan Lake area, Ontario as a case study. *Journal of Paleolimnology*, **28**, 297-316.
- PEYRON O., BÉGEOT C., BREWER S., HEIRI O., MAGNY M., MILLET L., RUFFALDI P., VAN CAMPO E., & YU G., 2005** - Late-Glacial climatic changes in Eastern France (Lake Lautrey) from pollen, lake-levels, and chironomids. *Quaternary Research*, **64**, 197-211.
- RUZICKA E., 1982** - Die subfossilen Testaceen des Krottensees (Salzburg, Österreich). *Limnologica*, **1**, 231-254.
- SCOTT D.B., & MEDIOLI F.S., 1983** - Agglutinated rhizopods in Lake Erie: modern distribution and stratigraphic implications. *Journal of Paleontology*, **57** (4), 809-820.
- TOLONEN K., 1986** - Rhizopod analysis. In B.E. Berglund (ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Wiley, Chichester, 645-666.
- VANNIÈRE B., BOSSUET G., WALTER-SIMONNET A.V., RUFFALDI P., ADATTE T., ROSSY M., & MAGNY M., 2004** - High-resolution record of environmental changes and tephrochronological markers of the Last Glacial-Holocene transition at Lake Lautrey (Jura, France). *Journal of Quaternary Science*, **19**, 797-808.
- YU Z., 2000** - Ecosystem response to Lateglacial and early Holocene climate oscillations in the Great Lakes region of North America. *Quaternary Science Reviews*, **19**, 1723-1747.